



ارائه شده توسط:

سایت ترجمه فا

مرجع جدیدترین مقالات ترجمه شده

از نشریات معتبر

متابولیسم و تجمع قندهای انتقال یافته به میوه و تنظیم آنها

چکیده

مواد جذب نوری مورد نیاز برای رشد میوه از برگها تامین می شود و در میوه به مواد مرتبط با کیفیت خاص میوه تبدیل می شود سپس در میوه تجمع می یابد. انواع مراحل تنظیم در پروسه از سنتز مواد جذب نوری در برگها تا تجمع قند در میوه وجود دارد: فتوسنتز، سنتز قندهای انتقال، بارگیری قندهای انتقال، انتقال آنها، تخلیه بار آنها، انتقال غشایی آنها، تبدیل متابولیکی آنها، و قسمت بندی آنها در واکوئل ها. با این حساب، مهم است که مکانیسم و تنظیم هر مرحله را در رشد میوه روشن سازیم. در این مقاله مروری، اساسا تبدیل متابولیکی قندهای انتقال و تنظیم آنها در سطح ژنتیکی در میوه شرح داده شده است چون تبدیل متابولیکی در میوه تا حد زیادی در ایجاد فعالیت ته نشست لازم برای رشد میوه نقش دارد.

کلیدواژه ها: میوه، فعالیت ته نشست، سوربیتول، سوکروز، متابولیسم قند

مقدمه

مواد جذب نوری در میوه بستگی اساسی به تامین از سوی برگها دارد اما برخی میوه ها در مراحل اولیه رشد می توانند آنها را با فتوسنتز خودشان تامین کنند. میوه یک اندام هتروتروفیک است. اما مواد خاص در برخی میوه ها در میوه به تنهایی از مواد جذب نوری و غیره تولید می شود و می تواند در میوه تجمع یابد. از اینرو اینها بستگی به قندهای انتقال یافته از برگها دارد. نیروی جذب کننده قندهای انتقال در میوه را استقامت ته نشست می نامند. اگر استقامت ته نشست میوه ضعیف باشد، میوه نمی تواند به قدر کافی رشد کند: رشد مرتبط به گاهی اوقات پیری میوه به دلیل فقر قند است. این مقاله مروری شرایط فیزیولوژیکی بازتاب دهنده استقامت ته نشست را طی مراحل مختلف میان سنتز مواد جذب نوری در برگها و تجمع آنها در میوه مورد بحث قرار می دهد (تصویر 1).

1- فتوسنتز: مواد جذب نوری با فتوسنتز در برگها سنتز می شود. 2. سنتز قندهای انتقال: مواد جذب نوری به قندهای انتقال مانند سوکروز و سوربیتول تبدیل می شود. 3. بارگیری: سوکروز و سوربیتول در فلوئم

توسط یک حامل برده می شوند. 4. انتقال: قند می تواند از غلظت بالای قند به غلظت پایین قند طبق تئوری جریان فشار جریان یابد. 5. تخلیه بار: قندهای انتقال یافته در بافت میوه از بافت فلوئم حمل می شوند. 6. انتقال غشایی: قندهای تخلیه شده آپوپلاستیکی در سلولها با یک حامل روی غشای پلاسمایی جذب می شوند. 7. تبدیل متابولیکی: قندهای انتقال تخلیه شده در میوه توسط مسیر سیمپلاستیک یا آپوپلاستیک به مواد مختلف تبدیل می شوند. ابتدا اینورتاز و سوکروز سنتاز، سوکروز را متابولیزه می کند، سوربیتول دهیدروژناز سوربیتول را متابولیزه می کند و بعد سوکروز فسفات سنتاز سوکروز را می سازد. 8- تقسیم: قندها در سلولها اساسا در واکوئولها تقسیم می شوند. تجمع بالای قندها در واکوئول ها یک فشار اسمزی بالایی را ایجاد می کند که جریان داخلی آب به واکوئولها را تحریک می کند و منجر به یک فشار تورمی بالایی می شود که نیروی محرک برای بزرگ شدن سلول است. مراحل فیزیولوژیکی کنترل استقامت ته نشست میوه اساسا تخلیه، انتقال غشایی، تبدیل متابولیکی، و تقسیم است اگر مواد جذب نوری کافی تامین گردد. در میان این چهار مرحله اصلی، نقش انزیم ها در تبدیل متابولیکی به نظر مهمترین چیز برای تولید استقامت ته نشست میوه می باشد چون این مرحله به طور نزدیکی با تخلیه و تکمیل قند همبستگی دارد. با این حساب در این مرور، من می خواهم اساسا تبدیل متابولیکی را شرح دهم.

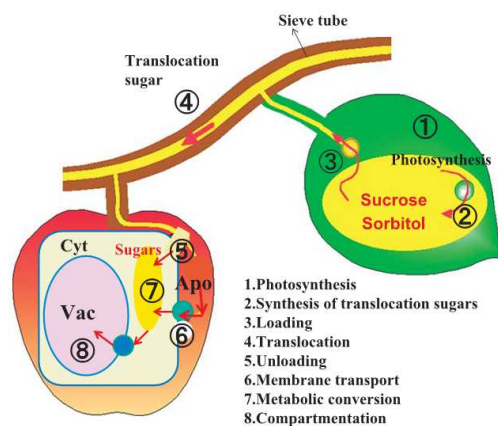


Fig. 1. Various physiological steps between photoassimilate synthesis in leaves and its accumulation in fruits for growth and development. Apo; apoplast, Cyt; cytoplasm, Vac; vacuole.

تصویر 1- مراحل مختلف فیزیولوژیکی میان سنتز مواد جذب نوری در برگها و تجمع آن در میوه ها برای رشد و تکامل. Apo یعنی آپوپلاست. Cyt یعنی سیتوپلاسم، Vac یعنی واکوئول.

1-انواع قندهای انتقال در میوه

سوکروز به شکل قند انتقال در گیاهان به خوبی شناخته شده است. (Zimmermann & Ziegler, 1975) قندهای انتقال گونه های مختلف گیاهان را فهرست کرده اند. در محصولات باغبانی، سوربیتول، رافینوز، استاکیوز، مانیتول و سوکروز به خوبی شناخته شده اند (جدول 1). هر قند انتقال به چندین قند در میوه تبدیل می شود. برای مثال، سوکروز به گلوکز و فروکتوز با اینورتاز یا به فروکتوز و UDP گلوکز با سوکروز سنتاز تبدیل می شود. سوربیتول به فروکتوز یا گلوکز با سوربیتول دهیدروژناز تبدیل می شود. رافینوز و استاکیوز به گالاکتوز، گلوکز و فروکتوز با الفا گالاکتوزیداز و اینورتاز تبدیل می شود. مانیتول به فروکتوز با مانیتول دهیدروژناز تبدیل می شود. من سوکروز و سوربیتول را مرور خواهیم کرد و سایر مقاله های مروری را برای مانیتول و رافینوز و استاکیوز توصیه می کنم.

2- تبدیل متابولیکی قندهای انتقال در میوه

1) انزیم های متابولیزکننده سوکروز و تنظیم آنها

(1) بارگذاری و تخلیه بار سوکروز

سوکروز انتقال یافته در میوه عموماً در برگها با سوکروز فسفات سنتاز یا SPS تولید می شود. SPS ابتدا در برگهای اسفناج جداسازی گردید و خواص آن و تنظیم بعدی فعالیت با نور روشن گردید. سوکروز سنتز شده در برگها به فلوئم با ناقل دوتایی سوکروز- H⁺ که وجود آن توسط Giaquinta پیش بینی شده بود، بارگذاری می شود. Riesmier و همکارانش در 1994 ژن این ناقل را کلون سازی کرده و عملکرد آنرا روشن کردند. سوکروز بارگذاری شده از طریق فلوئم به گوشت میوه انتقال یافته و به بافت پارانسیم تخلیه می گردد. دو نوع تخلیه در میوه عبارت است از 1) مسیر سیمپلاستیک که در آن سوکروز از میان پلاسمادسماتا می گذرد و 2) مسیر اپوپلاستیک که در آن سوکروز در اپوپلاست جذب شده و بعد به سلولها باز از میان غشای پلاسمایی با یک ناقل انتقال می یابد.

جدول 1- قندهای انتقال مختلف در محصولات باغبانی

قندهای انتقال	محصولات باغبانی
سوکروز	مرکبات، خرمالو، گوجه فرنگی، انگور، توت فرنگی، موز و غیره

سوربیتول، سوکروز	سیب، هلو، گلابی، گیلان، الو، لاکوات و غیره
رافینوز، استاکیوز، سوکروز	خریزه، خیار، کدو تنبل، کدو خورشیدی، و غیره
مانیتول، سوکروز	کرفس، جعفری، زیتون و غیره

این جدول از نتایج مقاله Zimmermann & Ziegler در 1975 آمده است.

در مسیر سیمپلاسمیک، سوکروز سنتاز یا **SuSy**، اینورتاز خنثی پلاسمایی یا **CNIV** و اینورتاز واکوئولار اسید یا **VAIV** اساسا سوکروز را تبدیل می کند و در مسیر اپوپلاستیک اینورتاز اسید بسته شده به دیواره سلولی (اپوپلاستیک) یا **BAIV** یک نقش مهم دارد. در اندامهای ذخیره، حضور یک مسیر سیمپلاستیک از میان پلاسمادسماتا گفته شده بود و بعدا حضور مسیر اپوپلاستیک در گوشت میوه در میوه مرکبات و میوه سیب شناسایی گردید. برخی گزارشات گفتند که هم مسیرهای سیمپلاستیک و هم اپوپلاستیک در میوه مهم هستند. برای مثال مسیر سیمپلاستیک به طور فعال در مراحل اولیه تکامل میوه گوجه فرنگی عمل می کند و مسیر اپوپلاستیک در مراحل تکاملی بعدی فعال است. برعکس، ریشه چغندر قند اساسا از مسیر اپوپلاستیک با **BAIV** فعال در اوایل مراحل تکاملی و مسیر سیمپلاستیک با **SuSy** فعال در اواخر مراحل تکاملی استفاده می کند. در میوه گردو، دانه پیرا بر قند را با مسیر سیمپلاستیک انتقال می دهد و پیرا بر گوشتی قند را با مسیر اپوپلاستیک انتقال می دهد. میوه می تواند از هر دو مسیرهای وابسته به گونه اندام و مراحل تکاملی استفاده کند. اخیرا، انتقال مواد جذب نوری به سهولت در میوه بادمجان با استفاده از سیستم تصویربایی مسیریاب صدور پوزیترون شناسایی گردید. آنالیز میوه های مختلف در آینده انتظار می رود.

(2) تخلیص و کلون سازی cDNA انزیم های متابولیزه کننده سوکروز

(a) اینورتاز: اینورتاز به سه نوع طبق مکان یابی سلولی تقسیم می شود. **VAIV**، **BAIV** یا اینورتاز اسیدی محلول یا **SAIV** از بسیاری گیاهان کلونسازی شده است. در اینجا تخلیص پروتئین و کلونسازی طول کامل cDNA اینورتاز از میوه های اصلی بررسی می شود. **SAIV** و دو نوع اینورتاز اسید یا **AIV** از میوه گوجه فرنگی، دو نوع **SAIV** از میوه گلابی ژاپنی، و **BAIV** و **SAIV** از میوه سیب تخلیص گردیدند. cDNA طول کامل **SAIV** از میوه هایی مانند میوه گوجه فرنگی کلونسازی گردید. Lin 5,6,7 از **BAIV** پاللوگ در

گوجه فرنگی ، GIN1 و GIN2 از VAIV پالالوگ میوه های انگور ، BAIV در میوه پاپایا، و PsSAIVI و PsSAIV2 از VAIV پالالوگ میوه گلابی ژاپنی است.

(ii) سوکروز سنتاز: مشخصات و عملکرد SuSy با استفاده از اساسا ذرت روشن سازی گردید. واکنش کلا تمایل به سمت تجزیه سوکروز برای تامین UDP گلوکز می باشد. برخی گزارشات خواص SuSy تخلیص شده را در میوه شرح داده است. Moriguchi & Yamaki در 1988 گفته اند که SuSy تخلیص شده از میوه هلو تمایل بالایی نسبت به UDP گلوکز در مقایسه با سایر SuSy دارد و یک نقشی در سنتز سوکروز دارد. Tanase & Yamaki در 2000a دو ایزوزیم به نامهای SSI و SSII را از میوه گلابی ژاپنی تخلیص کرد و نشان داد که واکنش SSI به سمت تجزیه سوکروز مانند نوع کلی تمایل دارد درحالیکه واکنش SSII به سمت سوکروز سنتاز مانند SuSy میوه هلو تمایل دارد. باز Tanase و همکاران در 2002 دریافتند که SSI فسفریله می شود اما SSII غیرفسفریله باقی می ماند که هماهنگ با گزارش قبلی توسط Huber است که می گوید فسفریلاسیون SuSy یک تمایل بالایی برای UDP دارد و تجزیه سوکروز را تخلیص می کند. SuSy نیز از میوه گوجه فرنگی و میوه موز تخلیص گردید و واکنش به سمت تجزیه سوکروز (تامین UDP گلوکز) با استفاده از کینتیک آنالیز تمایل داشت. cDNA با طول کامل از میوه ها مانند SuSy3 و SuSy4 از میوه گوجه فرنگی ، CaSUS2 از میوه قهوه و CitSUS1 ، CitSUSA و CitSUS2 از میوه مرکبات کلونسازی گردید.

(iii) سوکروز فسفات سنتاز: SPS از برگهای اسفناج تخلیص گردید. این ماده در تعویض میان پوست و عملکرد منبع برگها بوسیله تنظیم نسخه برداری آن نقش دارد. SPS نیز توسط اصلاح و تغییرشکل بعد از ترجمه توسط فسفریلاسیون و با یک اثرگذار منفی یا مثبت مانند گلوکز-6-P یا Pi تنظیم گردید. اما خواص SPS در میوه به دلیل هیچ گزارشی از SPS تخلیص شده از میوه روشن نیست. فعالیت SPS در برگهای سیب توسط سوربیتول-6-P مهار گردید و این مهار یک نقشی را در تعویض میان سنتز سوکروز و سنتز سوربیتول به شکل یک قند انتقال دارد. cDNA با طول کامل از میوه مرکبات کلونسازی گردید مانند

CitSPS1, CitSPS2, و CitSPS3، CmSPS1 از خربزه، از میوه کیوی، از گلایی آسیایی و از قهوه کلونسازی گردید.

(3) تغییرات در بیان آنزیم های متابولیزه کننده سوکروز با رشد میوه

سوکروز انتقال یافته در میوه کلا به گلوکز، فروکتوز، یا UDP گلوکز با SuSy یا اینورتاز تجزیه می گردد نگاه SPS فعالانه برای سنتز مجدد سوکروز در میوه عمل می کند. در میوه مرکبات، فعالیت های VAIV، BAIV، SuSy، و SPS از هر بافت و در هر مرحله رشد سنجیده شد. فعالیت SuSy در میان چهار فعالیت آنزیم در سیستم دسته ای ماهیچه ای بالاترین بود و فعالیت SPS در بافت کیسه آب بالاترین بود. هر دو فعالیت های VAIV و BAIV چهار آنزیم در مرحله جوانی رشد میوه بالاترین بود اما به سرعت با تشکیل کیسه های آب کاهش یافت. یک افزایش در فعالیت SuSy در مرحله بزرگ شدن که در آن میوه شروع به بزرگ شدن می کند در میوه Citrus unshiu نشان داده شد. باز، CitSUS1 و CitSUSA میوه Citrus unshiu در بافت خوردنی میوه شناسایی گردید و بیان CitSUSA افزایش یافت. بیان CitSPS1 و CitSPS2 در میوه Citrus unshiu منطبق با تجمع سوکروز بود اما بیان CitSPS3 در بافتهای خوردنی شناسایی نگردید.

میوه گوجه فرنگی که هگزوز را جمع اوری کرده فعالیت AIV را با بلوغ میوه افزایش داد اما سوکروز جمع شده در میوه فعالیت AIV را به طور برجسته ای کاهش داد. اما افزایشات معین در فعالیت های SuSy و SPS با بلوغ میوه رخ نداد. در مقایسه با میوه گوجه فرنگی کشت شده در فصل سرما با میوه کاشته شده در فصل گرما، فعالیت های AIV و SuSy در فصل سرما بالاتر بود زمانی که قند بیشتری جمع می شود اما فعالیت SPS تغییری نکرد. بنابراین، در نظر گرفته می شود که SuSy و AIV یک نقشی را در تجمع قند دارد. پالالوگ های BAIV یعنی Lin 5,6,7 در میوه گوجه فرنگی وجود دارد و Lin6 به طور اختصاصی در اندامهای ته نشست بیان گردید و بیان آن تا حد زیادی با افزایشات در فعالیت ته نشست افزایش یافت. چهار پالالوگ AIV در گوجه فرنگی وجود دارد. بیان دو تای این پالالوگها تا حد زیادی با تجمع قند در میوه همبستگی دارد.

در میوه گلابی، تغییرات در فعالیتهای و میزان mRNA ی انزیم های متابولیزه کننده سوکروز یعنی SuSy ، SPS ، VAIV و BAIV در رابطه با رشد میوه مورد تحقیق قرار گرفت. الگوی نوسان فعالیت SuSy با فعالیت سوربیتول دهیدروژناز وابسته به NAD یا NAD-SDH به موازات مال میزان رشد نسبی یا RGR می باشد از اینرو SuSy ممکن است برای جذب قند مهم باشد. فعالیت AIV در میوه جوان بالاتر است اما در میوه بالغ پایین است و mRNA یک ایزوفرم در مرحله بلوغ بیان می شود. ایزوزیم های SuSy یعنی SSI و SSII در میوه گلابی ژاپنی موجود است. فعالیت SSI در میوه جوان بالا است اما با رشد میوه کاهش می یابد و فعالیت SSII که در میوه جوان شناسایی نشده است به سرعت با تجمع قند در مرحله بلوغ افزایش می یابد. Moriguchi و همکارانش تغییرات فصلی را در فعالیتهای SuSy ، SPS و AIV با مقایسه میوه های گلابی آسیایی که اساسا سوکروز را جمع می کنند با میوه های گلابی آسیایی که اساسا هگزوز جمع اوری می کنند، بررسی کردند. در میوه گلابی که اساسا سوکروز جمع اوری می کند ، فعالیت های SuSy و SPS با بلوغ میوه افزایش یافت اما در میوه گلابی که سوکروز کمتری را جمع کرد این فعالیتهای افزایش نیافت. فعالیت AIV به سرعت با بلوغ میوه در میوه هردو نوع تجمع قند کاهش یافت. Ito و همکارانش در 2002 تغییرات در فعالیتهای SuSy و AIV مرتبط با سوربیتول دهیدروژناز وابسته به NAD-SDH و NADP یا (NADP-SDH) در غنچه های درخت گلابی ژاپنی بررسی کردند و نشان دادند که فعالیت AIV با فعالیت NAD-SDH به طور برجسته ای با رشد غنچه افزایش یافت. فعالیت های SuSy و AIV با فعالیت NAD-SDH نیز در اندوکارپ، مزوکارپ و دانه های میوه هلو طی رشد میوه مورد تحقیق قرار گرفت. فعالیت های SuSy و AIV در میوه جوان بالاست و فعالیتهای به ویژه در دانه ها در مرحله سخت شدن بالا می باشد. Moriguchi و همکارانش در 1991 نقش SuSy و سایر انزیم های مرتبط را در تجمع سوکروز در میوه هلو گزارش دادند.

در دانه های انگور، VAIV به طور فعال در تجمع هگزوز شرکت می کنند. بیان ژنهای VAIV یعنی GIN1 و GIN2 در میوه جوان بالا بود انگه در میوه جوان کاهش یافت اما ثابت باقی ماند. بیان ژنها و سنتز انزیم چندین هفته قبل از شروع تجمع هگزوز رخ داد. AIV در میوه پایا از SuSy یا SPS برای بلوغ میوه مهمتر

است چون mRNA ی AIV با بلوغ میوه افزایش می یابد. AIV در میوه توت فرنگی به طور فعال در تجمع هگزوز شرکت می کند. فعالیت VAIV همراه با تجمع هگزوز طی بلوغ افزایش یافت، و فعالیت BAIV در میوه جوان بالا بود و با بلوغ میوه کاهش یافت. افزایش در فعالیت SuSy در میوه قهوه به طور فعال در تجمع سوکروز طی بلوغ میوه شرکت دارند.

در میوه خربزه، رابطه میان فعالیت‌های SPS، SuSy و AIV و تجمع سوکروز طی رشد میوه با استفاده از میوه های مختلف خربزه تخم قند بررسی گردید. فعالیت SPS به طور برجسته ای با بلوغ میوه افزایش یافت و منطبق با تجمع سوکروز گردید. با این حساب استقامت فعالیت SPS تعیین کننده مقدار سوکروز تجمع یافته می باشد. هنگامی که فعالیت‌های SuSy و SPS و مقدار سوکروز میان میوه خربزه دانه دار (تجمع مقدار زیادی سوکروز) و بدون دانه (تجمع مقدار کم سوکروز) مقایسه گردید، فعالیت SuSy در میوه دانه دار در مرحله بلوغ افزایش یافت اما در میوه بدون دانه قبل از تجمع سوکروز افزایش یافت اما به تدریج در میوه بدون دانه کاهش یافت. این امر حاکی از آنست که هر دو انزیم ها برای تجمع سوکروز در میوه خربزه مهم می باشند. در میوه موز، فعالیت SuSy و بیان SuSy mRNA برای تجمع نشاسته در میوه نابالغ بالا بود و فعالیت SPS به طور برجسته ای برای تبدیل نشاسته به سوکروز طی بلوغ میوه افزایش یافت. در میوه آناناس، فعالیت‌های SuSy و AIV در میوه جوان بالا بود اما با رشد میوه کاهش یافت در حالیکه فعالیت SPS به قدر فعالیت های آنها در میوه جوان بالا نیست اما طی بلوغ میوه برای تجمع مقدار زیادی سوکروز ثابت باقی می ماند. فعالیت SPS برای تجمع سوکروز طی بلوغ میوه کدوتنبل و میوه کیوی افزایش یافت.

(4) تنظیم انزیم های متابولیزه کننده سوکروز با فیتوهورمونها و استرس

جدول 2 نشان دهنده تنظیم انزیم های متابولیزه کننده قند با فیتوهورمونها و استرس مگر قند در میوه یا سایر اندامهای فرونشست می باشد. درباره اثرات Phytohormonal، فعالیت‌های AIV و SuSy و SPS با GA3، ABA، و سیتوکینین و براسینولید با GA3، ABA، IAA و براسینولید و با GA3، سیتوکینین و براسینولید به ترتیب افزایش یافتند. برعکس فعالیت AIV با IAA کاهش یافت. SuSy mRNA بیان مختلفی را در یک شرایط انوکسی نشان داد یعنی یک ایزوفورم بیان را افزایش می دهد و ایزوفورم دیگر

بیان را کاهش می دهد. در یک شرایط هیپوکسی، بیان SuSy mRNA افزایش یافت. AIV mRNA بیان مختلفی را در خانواده ژن خود در یک شرایط هیپوکسی مانند SuSy mRNA نشان می دهد. بیان SPS mRNA با یک تیمار درجه حرارت کم افزایش یافت. استرس NaCl فعالیتهای SPS و SuSy را افزایش داد درحالیکه استرس اسمزی فعالیتهای AIV، SuSy و SPS را افزایش داد. بسیاری گزارشات درباره اثرات هورمونی و استرس فعالیتهای AIV و SuSy و SPS وجود دارد اما اثر معکوس در میان گونه ها نادر است.

جدول 2- تنظیم انزیم های متابولیزه کننده سوکروز با فیتوهورمونها و استرس

توضیحات	مرجع	سطح mRNA	(7/4)	فعالیت انزیمی	مواد	فیتوهورمون
	Estruch and Beltran, 1991	—	↑	AIV	غلاف نخود	GA ₃
	Wu et al., 1993	↑	↑	BAIV	نخود	
	Miyamoto et al., 2000	↑	↑	AIV	کلاهِک نخود	
	Kim et al., 2002	Const / ↑	—	SuSy	دانه هندوانه	
	Miranda et al., 2003	—	↑	SPS	میوه موز	
	Kaur et al., 2000	—	↑	SuSy	جوانه نخود	with cytokinin
	Kaur et al., 2000	—	↑	SPS	دانه سورگوم	
	Bhatia and Singh, 2002	—	↑	SuSy	دانه انگور	ABA
	Pan et al., 2005a	—	↑	VAIV, BAIV	میوه سیب	
	Pan et al., 2006	—	↑	BAIV	توت فرنگی	IAA
	Saito et al., 2009	—	↑	SuSy	جوانه نخود	
	Kaur et al., 2003	—	↑	SuSy, SPS	دانه سورگوم	
	Bhatia and Singh, 2002	—	↑	SPS, AIV	میوه خربزه	
	Li et al., 2002	—	↑	SuSy, SPS	میوه خربزه	by 4-CPA
	Hayata et al., 2001b	—	↑	AIV	میوه گوجه فرنگی	by CPPU
	Li et al., 2002	—	↑	SPS	برگ خیار	by CPPU
	Godt and Roitsch, 1997	Lin6 ↑	—	AIV		by zeatin
	Yu et al., 2004	—	↑	SuSy, SPS, AIV		by epibrassinolide
						استرس

انوکسی	خوشه ذرت	SuSy	—	<i>Sh1</i> ↑	Zeng et al., 1998
	علف برکه	SuSy	—	<i>PdSS1</i> ↑, <i>PdSS2</i> ↓	Harada et al., 2005
هیپوکسی	خوشه ذرت	AIV	—	<i>Inv1</i> ↑, <i>Inv2</i> ↓	Zeng et al., 1999
	ریشه گوجه	SuSy	↑	<i>Sh1</i> ↑ <i>SUS1</i> ↑	Zeng et al., 1998
درجه حرارت	میوه کیوی	SPS	—	↑	Germain et al., 1997
	گوجه فرنگی	SPS	↑	—	Langenkämper et al., 1998
پایین NaCl	جوانه نخود	SuSy, SPS	↑	—	Cervajal et al., 2000
	برگ هلو	SuSy	↓	—	Kaur et al., 2003
خشکسالی	ذرت	AIV	—	<i>Inv2</i> ↑	Lo Bianco et al., 2000
	سیب	SuSy, AIV	↑	—	Kim et al., 2000b
اسمزیت	شیرین	SPS	—	↑	Wang et al., 2000
	زمینی				

Z: افزایش ↑، کاهش ↓

با اینحساب، ممکن است برای استفاده آنها برای کنترل رشد و تکامل گیاه موثر باشد.

راجع به تنظیم قند (دریافت قند) در ذرت، AIV قند برپایه هگزوز را تولید می کند که توسط تامین هگزوز دریافت می شود که تقسیم سلولی را تحریک می کند و بیان ژنی مرتبط را القا می کند اما SuSy دریافت قند مبتنی بر هگزوز را به حداقل می رساند و بیان ژنی را برای ذخیره سازی و بلوغ القا می کند. هر دو AIV و SuSy ایزوزیم ها را شکل می دهند و به طور دوطرفه تنظیم گردید یعنی یک ایزوزیم با یک غلظت بالای قند القا گردید اما انزیم دیگر با یک غلظت قند بالا سرکوب گردید و با گرسنگی القا گردید. هرچند برخی گزارشات از دریافت قند در میوه ها داشته ایم، گزارشات دریافت قند در میوه ای که مقدار زیادی قند جمع می کند نادر بوده است.

(2) انزیم های متابولیزه کننده سوربیتول و تنظیم آنها

Kanayama در 2009 کلون سازی، خواص و عملکرد انزیم های سوربیتول را مرور کرد. از اینرو مرور کنونی هدفش اساسا نقش انزیم های سوربیتول را در رشد میوه می باشد و اختصارا کلون سازی و خواص انزیم های سوربیتول را شرح می دهد.

(1) بارگذاری و تخلیه سوربیتول

سوربیتول در برگهای دفسفریلاسیون سوربیتول-P-6 وجود دارد که از گلوکز-P-6 با سوربیتول-P-6 دهیدروژناز یا S6PDH سنتز می شود. بنابراین، سوربیتول به فلوئم با ناقل دوتایی H⁺/sorbitol بارگذاری می شود و به میوه انتقال می یابد. سوربیتول تخلیه شده در میوه به فروکتوز یا گلوکز با NAD-SDH یا NADP-SDH تبدیل می شود. S6PDH از میوه لوکوات تخلیص گردید و ژن از برگهای سیب کلونسازی شد. فسفات خاص سوربیتول-P-6 از برگهای سیب تخلیص گردید. ناقل سوربیتول که مستقیماً به فلوئم بارگیری شده از سوربیتول ربطی ندارد، ابتدا از گیلاس کلونسازی گردید. ناقل همزمان H⁺/sorbitol که در بافت فلوئم برای بارگیری سوربیتول بارگیری شده بود، از برگهای سیب کلونسازی گردید.

(2) تخلیص و کلونسازی دهیدروژناز سوربیتول. NAD-SDH در میوه سیب یافت شد. به طور کامل از میوه گلابی ژاپنی تخلیص گردید و خواص مفصل روشن گردید. Yamada و همکارانش در 1998 cDNA طول کامل از میوه سیب کلونسازی گردید. بعد از آن در برخی میوه های دیگر کلونسازی گردید. NAD-SDH یک خانواده ژن را تشکیل می دهد. در توت فرنگی، که متعلق به خانواده Rosaceae می باشد و در آن میوه از سوربیتول به عنوان یک قند انتقال استفاده نمی کند، فعالیت NAD-SDH شناسایی گردید و cDNA آن کلونسازی گردید. NAD-SDH موجود در خانواده Rosaceae مانند سیب، گلابی، هلو یک مقدار پایین تر Km را (حدود 100 mM) برای تجزیه سوربیتول نسبت به مقدار Km (چندین M) برای سنتز سوربیتول دارد و بنابراین به سهولت سوربیتول انتقال یافته را به فروکتوز تبدیل می کند. اما NAD-SDH از دانه ذرت یک مقدار Km برابر با 100mM برای سنتز سوربیتول دارد و می تواند سوربیتول را از فروکتوز بدون S6PDH در بافت دانه سنتز کند. NAD-SDH در میوه توت فرنگی نوع NAD-SDH یافت شده در خانواده Rosaceae نیست بلکه نوعی است که در ذرت یافت شده است و از اینرو می تواند سوربیتول را از فروکتوز تولید کند.

(3) تغییرات در بیان انزیم های متابولیزه کننده سوربیتول با رشد میوه سوربیتول انتقال یافته به فروکتوز توسط NAD-SDH یا به گلوکز توسط NADP-SDH تبدیل می شود. فعالیت NAD-SDH در میوه سیب در میوه جوان بالا بود، با بزرگ شدن میوه کاهش یافت، و باز با بلوغ

میوه افزایش یافت. چون الگوی نوسان فعالیت NAD-SDH طی رشد میوه سیب منطبق با مال بیان mRNA می باشد، فعالیت NAD-SDH با تنظیم نسخه کنترل می شود. Nosarzewski در 2004 فعالیت بالا و مقدار بالای پروتئین NAD-SDH را طی عمل آوری میوه و در مراحل رشد اولیه با ELISA یافت. SDH1 و SDH3 در گوشت و دانه ها واقع شدند، SDH2 در گوشت و SDH6 و SDH9 تنها در دانه ها یافت شدند، و فعالیت NAD-SDH در دانه ها بوضوح بالاتر از گوشت برای 2 یا 5 هفته پس از عمل آوری میوه در سیب بود. Suzuki و همکاران در 2001 گفته است که تجمع فروکتوز در میوه های سیب تنها با افزایش در فعالیت NAD-SDH تولید نگردید بلکه با یک کاهش در فعالیت فروکتوکیناز همراه بود.

در میوه گلابی ژاپنی، الگوی نوسان فعالیت NAD-SDH با رشد میوه مشابه با مال میوه سیب است. الگوی نوسان میوه گلابی منطبق با مال میزان mRNA است یعنی توسط تنظیم نسخه ای کنترل می شد. Ito و همکارانش در 2002 فعالیت های NAD-SDH و NADP-SDH روی رشد غنچه را بررسی کردند. فعالیت NAD-SDH به وضوح افزایش یافت اما فعالیت NAD-SDH تغییری نکرد. هم فعالیت های NAD-SDH و هم فعالیت های NADP-SDH به طور جزئی برای تحریک متابولیسم سوربیتول با سایه اندازی غنچه ها افزایش یافت. هر دو فعالیتها در غنچه های جانبی با رشد ساقه افقی افزایش یافت اما فعالیت NAD-SDH در گره های بینابینی جوانه ساقه های افقی با رشد کاهش یافت. در نتیجه، این تغییر ممکن است ظرفیت ته نشست غنچه ها را نسبت به بافت جوانه افزایش دهد و نیز رشد غنچه را تحریک کند.

در هلو، فعالیت بالای NAD-SDH در نوک جوانه شناسایی گردید. تغییرات در فعالیت NAD-SDH با رشد میوه هلو بیش یا کم شبیه با مال میوه سیب و میوه گلابی ژاپنی بود اما میزان mRNA به طور جزئی با نوسانات در فعالیت منطبق نبود که حاکی از اصلاح بعد از نسخه برداری است. فعالیت NAD-SDH در بافت گوشت قبل از مرحله سخت شدن میوه هلو بالا بود و در دانه ها طی مرحله سخت شدن هسته بالا بود. در میوه لوکوات، فعالیت و مقدار mRNA ی NAD-SDH به طور همزمان با بلوغ میوه افزایش یافت. فعالیت S6PDH در میوه به وضوح افزایش یافت و فعالیت NAD-SDH هم افزایش یافت. اما تولید سوربیتول از هگزوز در میوه الو به تنهایی توسط آزمایشات ردیاب با استفاده از هگزوز با کربن 14 یافت

نگردید. اگر این S6PDH در کاتابولیسم سوربیتول عمل کند که در میوه لوکوات تجمع می یابد، سوربیتول کیناز نیاز به تولید سوربیتول-6-P از سوربیتول به عنوان یک سوبسترا دارد. اما فعالیت سوربیتول کیناز شناسایی نگردیده است. نقش S6PDH در میوه روشن نیست.

(4) تنظیم انزیم های متابولیزه کننده سوربیتول با فیتوهورمونها و سایر فاکتورها

چند گزارش درباره فعالسازی و تنظیم توسط فیتوهورمونها و سایر فاکتورها وجود دارد. فعالیت و میزان mRNA ی S6PDH در بافت برش خورده میوه سیب که به آن اسیدآبسیسیک زده شده بود، افزایش یافت. فعالیت و میزان mRNA در NAD-SDH نیز در بافت برش خورده میوه توت فرنگی که به آن IAA زده شده است افزایش یافت. تنظیم NAD-SDH با قند بررسی گردید. کاهش غلظت قند در میوه سیب با بستن ساقه فعالیت NAD-SDH را کاهش داد. فعالیت NAD-SDH به وضوح با تامین سوربیتول یا گلوکز به گردک های میوه روی ساقه های بسته شده افزایش یافت. گردک های میوه سیب که با سوربیتول، گلوکز، یا سوکروز انکوبه شده بودند هم فعالیت و هم سطح mRNA ی NAD-SDH را تقویت کردند. فعالیت و سطح mRNA ی S6PDH در برگهای سیب با یک درجه حرارت پایین یا استرس نمک افزایش یافت. فعالیت NAD-SDH و S6PDH در برگهای هلو طی خشکسالی کاهش یافت.

(3) انزیم های مهم دیگر برای متابولیسم قند و تجمع آن

سایر انزیم های گلیکولیتیکی نیز برای تجمع قند مهم می باشند. بویژه فروکتوکیناز برای تنظیم میزان فروکتوز مهم است که محصول اولیه سوکروز و سوربیتول می باشد. Kanayama و همکارانش ایزوزیم های FrK1 و FrK2 را تخلیص کرده، cDNA هر ایزوزیم را جداسازی کرده و نشان دادند که بیان FrK1 در میوه جوان و FrK2 در میوه بالغ وجود دارد. فروکتوکیناز با قند تنظیم گردید و میزان فروکتوز را در سیب و میوه گلابی ژاپنی و هلو کنترل کرد. پیروفسفریلاز ADP گلوکز و انزیم سنتز نشاسته برای تولید نشاسته و فسفریلاز و امیلاز برای تجزیه نشاسته نیز برای تجمع قند و فعالیت ته نشست در میوه هایی که مقدار زیادی نشاسته جمع کرده اند مهم می باشند. اما این مقاله مروری با متابولیسم نشاسته کاری ندارد.

3- نوع جمع کننده قند و نوع جمع کننده هگزوز میوه

1) رابطه میان رشد و شیرینی میوه

شیرینی بستگی به تنوع قند تجمع یافته در میوه دارد. عموماً، میزان شیرینی فروکتوز، گلوکز، و سوربیتول تقریباً به ترتیب 130، 70 و 60 می باشد، اگر شیرینی سوکروز 100 باشد. از اینرو اینکه کدام قند تجمع می یابد برای شیرینی به عنوان یک کیفیت مهم است. اگر میوه همان مقدار قند را جمع کند، تجمع فروکتوز برای شیرینی خوب است. اما گوجه فرنگی های ترانس ژنیک وارد کننده ژن انتی سنس VAIV در گوجه فرنگی جمع کننده هگزوز مقدار زیادی سوکروز را جمع کرده و شیرین تر شده بودند. این را می توان با گوجه فرنگی های ترانس ژنیک که حاوی ژن انتی سنس AIV می باشند و قند بیشتری با سرکوبی افزایش فشار اسمزی با کاهش تجزیه سوکروز به هگزوز تجمع می کنند توضیح داد. میوه ها یی که اساساً طی مراحل اولیه هگزوز جمع می کنند و باعث القای تقسیم سلولی می شود و طی مراحل میانی RGR بیشتری را با بزرگ شدن سلول فعال نشان می دهند، اما اساساً سوکروز را طی مراحل بلوغ جمع می کنند که نشان از بزرگشدهی ضعیف سلول است. در مراحل رشد که بزرگشدهی فعال دارند، ایجاد فشار تورم بیشتر با فشار اسمزی بالای ایجاد شده با تبدیل سوکروز به هگزوز برای رشد میوه خوب است. اما سرکوبی افزایش در فشار تورم با تبدیل هگزوز به سوکروز برای حفاظت از تجزیه سلولی در مراحل بلوغ خوب است و منجر به تجمع مقدار زیادی قند در میوه بالغ می شود. برای مثال، میوه گوجه فرنگی ترانس ژنیک حاوی ژن انتی سنس AIV وارد شده سوکروز بیشتری را جمع کرد، اما اندازه میوه کوچکتر بود. بیان خاص ایزوفرم ژن AIV در مراحل میانی رشد که بزرگشدهی فعال را نشان می دهد ممکن است مقدار زیادی هگزوز را برای بزرگشدهی سلول تامین کند. میوه به نظر می تواند به طور برجسته ای مسیر متابولیکی را برای کنترل نسبت سوکروز به هگزوز طی رشد میوه تغییر دهد.

2) فعالیت انزیم متابولیزه کننده سوکروز در انواع جمع کننده سوکروز و هگزوز میوه

برخی میوه های بالغ اساساً سوکروز (نوع تجمع کننده سوکروز) و میوه بالغ دیگر اساساً هگزوز را تجمع می کند (نوع تجمع کننده هگزوز). برای مثال، بسیاری انواع تجاری میوه گوجه فرنگی متعلق به نوع تجمع کننده هگزوز می باشد اما برخی انواع وحشی متعلق به نوع تجمع کننده سوکروز می باشد. در میوه های

بالغ خربزه، خرمالو، توت فرنگی، گلابی آسیایی، و سیب هر دو نوع و حدواسطهای آنها موجود می باشند. در میوه خانواده Rosaceae، ترکیب قند پیچیده است چون سوربیتول علاوه بر هر دو نوع موجود است. فعالیت VAIV نوع تجمع کننده هگزوز گوجه فرنگی در میوه بالغ بالا بوده و به طور فعال سوکروز انتقال یافته را به هگزوز تجزیه کرد که منجر به تجمع مقدار زیادی هگزوز در گوجه فرنگی گردید. اما فعالیت VAIV نوع تجمع کننده سوکروز گوجه فرنگی در میوه بالغ پایین بود و سوکروز انتقال یافته را تجزیه نکرد که منجر به تجمع گوجه فرنگی از مقدار زیادی سوکروز علی رغم فعالیت پایین SPS گردید. با این حساب نسبت سوکروز به هگزوز در میوه گوجه فرنگی با استقامت فعالیت VAIV در میوه بالغ کنترل می شود. تجمع سوکروز در میوه خربزه از مال میوه گوجه فرنگی متفاوت است. با مقایسه محتوای سوکروز با ظرفیت برای سنتز سوکروز، یعنی مقداری که فعالیت SPS از فعالیت SuSy و فعالیت اینورتاز کم می شود، در میان بسیاری انواع میوه های بالغ و نابالغ، محتوای سوکروز موازی ظرفیت برای سنتز سوکروز است. در مقایسه متابولیسم قند میان میوه های دانه دار و بی دانه، محتوای سوکروز در میوه دانه دار بالاتر از میوه بی دانه به دلیل فعالیت بالای SPS در میوه دانه دار است. با این حساب تجمع سوکروز در میوه خربزه بستگی به استقامت فعالیت SPS دارد. سایر میوه های جمع کننده سوکروز با اساسا فعالیت SPS میوه کیوی، موز، و میوه مرکبات می باشد.

بسیاری میوه های هلوی بالغ بیش از 80 درصد قند را به شکل سوکروز تجمع می کنند. این تجمع سوکروز با یک افزایشی در فعالیت SuSy با بلوغ میوه تولید گردید، اما فعالیت SPS افزایش نیافت. در نوع تجمع کننده سوکروز میوه گلابی آسیایی، سوکروز به دلیل افزایش در هر دو فعالیت های SuSy و SPS به ویژه SuSy با بلوغ میوه تجمع یافت. عموماً SuSy کاتالیزکننده واکنش تجزیه سوکروز به جای تولید سوکروز است و ADP گلوکز را به عنوان پیش ساز سنتز نشاسته دارند. اما ایزوزیم SuSy که واکنش آن به سمت سنتز سوکروز متمایل است در میوه گلابی وجود داشت. با این حساب سوکروز در میوه با استفاده از مسیرهای مختلف متابولیکی سوکروز تجمع می یابد.

4-تجمع قند در واکوئل ها

1) غلظت قند در واکوئل ها و تولید فشار تورم

به خوبی مشخص گردیده است که واکوئل ها کمپلکس کننده یا تجمع کننده مواد مختلف مرتبط با کیفیت میوه، مانند قندها، اسیدهای الی، ترکیبات فنلی، رنگدانه های انتوسیانین، الکلوئیدها و مواد معدنی می باشند. بویژه مقدار زیادی قند در واکوئل ها جمع می شود و می تواند فشار تورم زیادی را تولید کند. اما تنها یک معدود گزارشاتی درباره غلظت قند در سلولهای ذخیره بزرگ مانند گوشت میوه به دلیل مشکل جداسازی واکوئل های سالم وجود دارد. واکوئل های جدا شده سالم از گوشت میوه سیب نابالغ حاوی 706mM از قندهای کل مرکب از 396 و 295 و 1 و 14mM فروکتوز، گلوکز، سوکروز، و سوربیتول به ترتیب بودند. این تجمع قند در واکوئلها حدود 14 اتمسفر فشار تورم را ایجاد کرد چون 67mM از قند کل در اپوپلاست تجمع یافت. طبق آنالیز تقسیم، واکوئل ها و فضای آزاد خارج سلولی در ریشه چغندر قند حاوی به ترتیب 514 و 63mM سوکروز می باشد و تولید 10atm فشار تورم می کند.

میوه سیب بالغ حاوی 937mM قند کل مرکب از به ترتیب 122، 149، و 613mM سوکروز، فروکتوز، و گلوکز بوده است و حدود 11 اتمسفر فشار تورم در قند کل برابر با 440mM در اپوپلاست ها تولید کرده است. غلظت های قند در واکوئل ها و اپوپلاست ها اندازه گیری گردید و فشار تورم با استفاده از آنالیز تقسیم بندی در میوه توت فرنگی و میوه خربزه برآورد گردید.

2) ناقل و اندوسیتوز قندها

یک مقدار زیادی قند در واکوئل ها تجمع می یابد و تولید فشار اسمزی بالایی می نماید. از اینرو، یک ناقل قند مزدوج با انرژی روی تونوپلاست یعنی انتی حامل قند H⁺ مورد نیاز است. حضور این ناقل با استفاده از واکوئل های مجزا شده یا وزیکولهای تونوپلاست یافت گردید. اخیرا ژن این ناقل قند که روی تونوپلاست واقع گردید، کلون سازی گردیده است، هرچند بسیاری ژنهای ناقلان همزمان قند H⁺ که روی غشای پلاسمایی واقع است بالواقع از گیاهان مختلف کلون سازی گردیده است، و خواص آنها و عملکرد آنها روشن سازی شده است.

Etxeberria و همکارانش در 2005a و Baroja-Fernandez و همکارانش در 2006 سیستم جذب سوکروز را گزارش دادند که در آن وزیکولهای حاوی سوکروز در اپوپلاست ها تولید شده و به سیتوپلاسم با اندوسیتوز جذب می گردند. وزیکولهای حاوی سوکروز به طور مستقیم به واکوئل ها با اندوسیتوز در سلولهای سوسپانسیون چنار حمل گردیدند و اندوسیتوز سوکروز توسط سوکروز القا گردید. در میوه مرکبات، سوکروز در اپوپلاستها به طور مستقیم به داخل واکوئل ها با همان اندوسیتوز سلولهای چنار منتقل می گردد. هرچند این نوع سیستم جذب قند برای تجمع مقدار زیادی قند در واکوئل ها خیلی کارآمد است، مطالعه بیشتری نیاز است.

5-انزیم های متابولیزه کننده قند و فعالیت ته نشست

نیروی جاذب که مواد جذب را به داخل اندام های ته نشست جذب می کند را ظرفیت ته نشست می نامند. ظرفیت ته نشست به شکل درجه ای از استقامت ته نشست مرکب از اندازه ته نشست و فعالیت ته نشست بیان می شود.

فعالیت ته نشست \times اندازه ته نشست = استقامت ته نشست

فعالیت ته نشست میزان جذب مواد جذب در واحد وزن بافت ته نشست است. اندازه ته نشست وزن کل بافت ته نشست است. زمانی که اندازه بافت ته نشست غیرقابل تغییر باشد، افزایش فعالیت ته نشست برای یک افزایش در استقامت ته نشست چاره ناپذیر است. اگر قند انتقال در برگها کافی باشد، فعالیت ته نشست اساسا با چهار عنصر تخلیه، انتقال غشا، تبدیل متابولیک و تقسیم رخ خواهد داد. بویژه، نقش AIV، SuSy و NAD-SDH مرتبط با تخلیه و تبدیل متابولیک مهم است. RGR که توسط Opara در 2000 مرور گردید تحت تاثیر درجه استقامت ته نشست است. استقامت ته نشست می تواند فتوسنتز را تنظیم کند. یعنی اگر استقامت ته نشست در شرایط محدودشده ته نشست درختان سیب با بستن کاهش یافت، فعالیت های Rubisco و فتوسنتز در برگها کاهش یافت. با اینحساب، مقایسه فعالیت ته نشست با RGR مهم است. در میوه هلو، تغییرات در فعالیتهای NAD-SDH و AIV به طور مثبت با تغییرات RGR با افزایش فعالیت ته نشست همبستگی داشت و در مرحله سخت شدگی هسته SuSy در فعالیت ته نشست نقش داشت.

فعالیت‌های NAD-SDH، SuSy و VAIV در میوه گلابی به طور فعال در تجمع قند شرکت داشت یعنی تغییرات در فعالیتهای NAD-SDH و SuSy با مال RGR همبستگی داشت. هر دو NAD-SDH و SuSy تا حد زیادی در فعالیت ته نشست و در میوه هلو نقش داشت. اندازه میوه سیبها با بار محصول بالا بستگی به اساسا فعالیت ته نشست دارد و مال سیب ها با بار محصول پایین اساسا بستگی به جداسازی از برگها به جای فعالیت ته نشست دارد. سیب های ترانس ژنیک وارد کننده ژن انتی سنس S6PDH مقدار زیادی تجمع سوکروز و تجمع کمتری از سوربیتول را در برگها ایجاد کرد که کاهش فعالیت NAD-SDH و افزایش در فعالیت SuSy در جوانه ها را دارد. با اینحساب، SuSy و NAD-SDH اساسا در فعالیت ته نشست نقش دارد.

در حبه های انگور، تخلیه اساسا با سیستم سیمپلاستیک تا زمان مرحله تبدیل می باشد و به اساسا سیستم اپوپلاستیک با بلوغ تغییر می کند. مشابه با بلوغ، فعالیت BAIV، فعالیت ته نشست را افزایش داد و قوی کرد. برعکس ریشه چغندر قند سیستم تخلیه اپوپلاستیک را طی مراحل رشد اولیه بکار برد و فعالیت بالاتر BAIV را حفظ کرد اما از سیستم تخلیه سیمپلاستیک استفاده کرد و فعالیت بالاتر SuSy را طی مراحل بعدی رشد حفظ کرد. تغییرات در فعالیتهای SuSy، SPS، و AIV نیز در رابطه با از بین بردن برگ گیاهان و نازک کردن پایا مورد تحقیق قرار گرفت. فعالیت های SuSy و AIV بر فعالیت ته نشست در مراحل رشد اولیه تاثیر گذاشت اما فعالیت AIV بر مقدار زیادی از فعالیت ته نشست در مراحل رشد بعدی تاثیر گذاشت اما فعالیت SPS بر فعالیت ته نشست در کل فصل اثری نداشت.

در میوه گوجه فرنگی ترانس ژنیک که ژن BAIV را وارد کرده، فعالیت BAIV برای فعالیت ته نشست میوه موثر بوده است. SPS نیز بر فعالیت ته نشست اثر داشته است چون بیان بیش از حد ژن SPS تقسیم بندی و تخلیه مواد جذب نوری را به میوه افزایش داد. این امر این دیدگاه را نقض می کند که فعالیت ته نشست اساسا با تخلیه، انتقال غشایی، تبدیل متابولیکی و تقسیم تولید می شود. اما SPS ممکن است به طور غیرمستقیم بر فعالیت ته نشست اثر داشته باشد زمانی که تولید قند انتقال برای تقسیم ان در میوه کافی نیست و یک فاکتور محدودکننده تقسیم بندی می شود.

6- بیان فنوتیپی با تنظیم بیان انزیم های متابولیزه کننده سوکروز و سوربیتول

روشن سازی اینکه چگونه کنترل بیان انزیم های متابولیزه کننده سوکروز و سوربیتول بر عملکرد اندامهای مختلف و سایر سیستم های متابولیکی اثر دارد خیلی مهم است.

(i) اینورتاز: سرکوبی فعالیت AIV با ژن انتی سنس BAIV در گوجه فرنگی ها منجر به یک افزایش در سوکروز و کاهش در هگزوز گردید. بیان بیش از حد ژن اینورتاز مخمر در هر تقسیم از اپوپلاست، واکوئل ها یا سیتوزول برگهای سیب زمینی مواد جذب نوری CO₂ را کاهش داد که مرتبط به رشد بود و آنها هگزوز بیشتر و پرولین بیشتری را تجمع دادند. هویج ها برگهای ضخیمی داشتند هنگامی که فعالیت VAIV یا BAIV با ورود ژن انتی سنس آنها سرکوب سازی گردید. اما ریشه ها با سرکوب سازی VAIV کوچک شدند و رشد ریشه سرکوب گردیده و محتوای کربوهیدرات با سرکوب سازی BAIV کاهش یافت. ورود ژن انتی سنس AIV به بروکلی باعث سرکوب BoINV2 گردید اما نه BoINV1 و همزمان بیان سیستمین پروتئاز یا BoCP5 را سرکوب کرد که منجر به تاخیر پیری گلچه گردید.

(ii) SuSy : گوجه فرنگی های ترانس ژنیک حاوی یک ژن انتی سنس وارد شده SuSy مرتبط با پروموتور خاص میوه 99 درصد فعالیت SuSy را مهار کرد اما تجمع نشاسته و قندها را تغییر نداد. از اینرو، SuSy به نظر در فعالیت ته نشست اصلی شرکت نکرد. یک نتیجه مشابه توسط گوجه فرنگی ترانس ژنیک دیگری حاوی یک ژن وارد شده انتی سنس SuSy نشان داده شد. سرکوبی فعالیت SuSy با ورود ژن انتی سنس SuSy به داخل سیب زمینی بر تولید واسطه گر گلیکولیز تاثیر زیادی نداشت. در گیاهان سیب زمینی ترانس ژنیک با بیان بیش از حد به دلیل ژن SuSy یا با بیان سرکوب شده به دلیل ژن انتی سنس ، سیب زمینی های ترانس ژنیک بر بیان پیروفسفوریلاز ADP گلوکز اثری نداشت که یک انزیم کلیدی برای تجمع فتوسنتز برای سنتز نشاسته می باشد. با این حساب SuSy به نظر می رسد یک انزیم کلیدی مورد نیاز برای تجمع فتوسینات می باشد.

(iii) SPS: گوجه فرنگی های ترانس ژنیک حاوی ژن SPS ذرت با بیان بیش از حد فعالیت SPS را در برگها 6 برابر افزایش داد ، محتوای سوکروز را افزایش داد، اما محتوای نشاسته را کاهش داد. SPS در برگها تنظیم

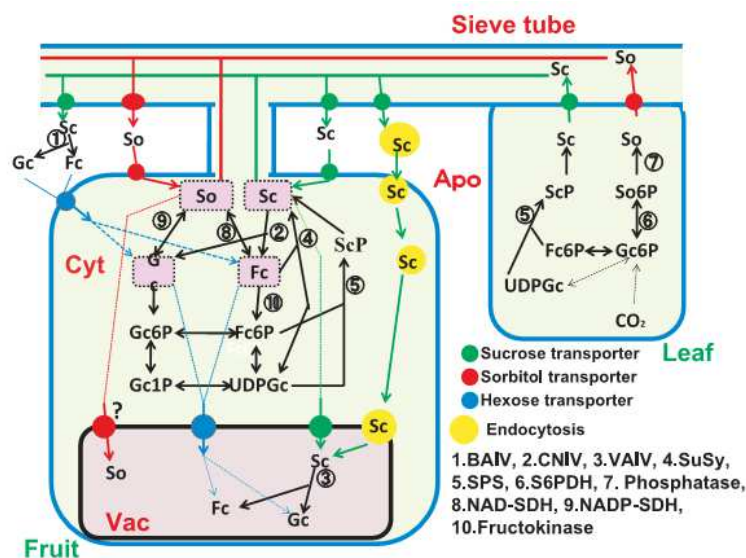
کننده تقسیم کردن مواد جذب نوری است. در گوجه فرنگی های ترانس ژنیک حاوی ژن SPS با بیان بیش از حد، فعالیت SPS 3 برابر در برگها افزایش یافت اما در میوه ها چنین نبود درحالیکه محتوای قند در میوه افزایش یافت. در گوجه فرنگی های ترانس ژنیک دیگر حاوی ژن با بیان بیش از حد SPS، فعالیت SPS به اندازه 2.4 برابر افزایش یافت اما سایر فعالیت های انزیم تغییری نکرد و تخلیه سوکروز فعالیت بود. یعنی فعالیت ته نشست در میوه بالاتر است. گوجه فرنگی های ترانس ژنیک حاوی ژن با بیان بیش از حد SPS مرتبط با پروموتور 35S ویروس موزاییک گل کلم بازده را تا بیش از 80 درصد افزایش داد چون مواد جذب نوری بیشتری در میوه تقسیم بندی گردید. اما فتوسنتز تغییری نکرد. SPS به نظر می رسد که یک نقش اصلی را در تقسیم بندی مواد جذب نوری در برگها برای انتقال به میوه دارد.

S6PDH (iv) و NAD-SDH: تنباکوی ترانس ژنیک واردکننده ژن S6PDH تولید یک سوربیتول اندک کرد و سوربیتول زیادی را جمع نکرد. این تنباکوی ترانس ژنیک مقاوم به کمبود بور با تحریک جذب و انتقال بور بوده است. برنج با ورود ژن S6PDH مقاوم به کمبود بور مشابه با تنباکوی ترانس ژنیک است. خرمالوی ترانس ژنیک که ژن S6PDH را وارد می کند یک مقدار زیادی سوربیتول را وارد کرده و مقاوم به استرس نمک است اما بدون هیچ تغییری در محتوای IAA یا GA کوتوله می شود. سیب های ترانس ژنیک که ژن S6PDH را وارد کرده اند فعالیت S6PDH را افزایش دادند که مقدار کل سوربیتول و سوکروز را تا یک نیم برابر افزایش می دهد و فعالیت S6PDH را با سرکوبی همزمان کاهش داد که سوکروز را در جای یک کاهش برجسته در سوربیتول افزایش داد. سیب های ترانس ژنیک حاوی ژن وارد شده انتی سنس S6PDH فعالیت S6PDH را کاهش داد اما بر فعالیت SPS اثری نداشت اما فعالیت فروکتوز 1 و 6 بی فسفاتاز را افزایش داد. سیب های ترانس ژنیک مشابه فعالیت SDH را در میوه کاهش داد اما بر فعالیت های AIV، فروکتوکیناز، یا هگزوکیناز اثری نداشت. چنین سیب های ترانس ژنیک سنتز سوربیتول و فعالیت SDH را در نوک جوانه کاهش داد اما بر فعالیت AIV اثری نداشت و فعالیت SuSy را افزایش داد. اخیراً Deguchi و همکارانش در 2006 ژنهای وارد شده تنباکوی ترانس ژنیک S6PDH و NAD-SDH را با هم تولید کرد و

نشان داد که این تنباکوی ترانس ژنیک یک میزان بقای بالاتری از تنباکوی ترانس ژنیک که تنها ژن S6PDH را وارد کرده داشته است و یک مقدار زیادی سوربیتول تجمع یافته است.

7- نتیجه گیری

انزیم ها و ناقلین مرتبط با سنتز، بارگیری، تخلیه، انتقال غشا، تبدیل متابولیکی و تقسیم قندهای انتقال، سوکروز و سوربیتول ف که در فوق جمع گردید در تصویر 2 خلاصه بندی شده است. میوه می تواند با تولید فشار تورم با تجمع قندها و با تغییر نسبت هگزوز به سوکروز بزرگ شود. نیروی قند تجمع یافته اساسا با فعالیت ته نشست تولید می شود. بیان SuSy، اینورتاز و NAD-SDH تنظیم شده با شرایط مختلف خیلی برای تولید فعالیت ته نشست فعال است. از اینرو، بیان ژنهای این انزیم ها و فعالیتها در میوه های مختلف با شرایط گوناگون باید تحقیق شود.



تصویر 2- انزیم ها و ناقلین مرتبط با سنتز، بارگیری، تخلیه، انتقال غشا، تبدیل متابولیکی، و تقسیم قندهای

: اینورتاز خنثی CNIV: اینورتاز اسیدی باند شده به دیواره سلولی. BAIV انتقال، سوکروز و سوربیتول،

NAD، NADP-: سوربیتول دهیدروژناز وابسته به NAD-SDH: گلوکز، Ge: فروکتوز، Fc سیتوپلاسمی.

6-P: سوربیتول-S6PDH: سوربیتول، So: سوکروز، Sc، NADP: سوربیتول دهیدروژناز وابسته به SDH

: اینورتاز اسید واکوئلی VAIV: سوکروز سنتاز، SuSy: سوکروز فسفات سنتاز، SPS دهیدروژناز،

این انزیم‌ها همیشه در فعالیت ته نشست بنا به مطالعات با استفاده از میوه ترانس ژنیک حاوی این ژنها نقش ندارند. استفاده از پروموتورهایی که به طور اخص در میوه بیان می‌شوند برای درک این تاثیر روی فعالیت ته نشست مفید است. کار مهم دیگر در تولید فعالیت ته نشست آن است که تقریباً همه قندها در میوه در واکوئل‌ها تجمع می‌یابد. اما اینکه چگونه قندها در واکوئل‌ها تجمع می‌یابند خیلی واضح نیست هرچند اخیراً ژنهای ناقل قند روی تونوپلاست کلون سازی گردید. این امر ممکن است سایر سیستم‌های تجمع قند را مانند جذب مستقیم قندها به داخل واکوئل‌ها از اپوپلاست‌ها با اندوسیتوز پیشگویی کند. تبدیل آزاد قندهای انتقال به طور کمی یا کیفی به سایر قندها یک اثر بزرگی بر تحریک رشد میوه و بهبود کیفیت میوه دارد چون قندها سوبسترای اولیه مولفه‌های مختلف میوه می‌باشند.



این مقاله، از سری مقالات ترجمه شده رایگان سایت ترجمه فا میباشد که با فرمت PDF در اختیار شما عزیزان قرار گرفته است. در صورت تمایل میتوانید با کلیک بر روی دکمه های زیر از سایر مقالات نیز استفاده نمایید:

لیست مقالات ترجمه شده ✓

لیست مقالات ترجمه شده رایگان ✓

لیست جدیدترین مقالات انگلیسی ISI ✓

سایت ترجمه فا ؛ مرجع جدیدترین مقالات ترجمه شده از نشریات معتبر خارجی